植 物 分 类 与 资 源 学 报　2014, **36** (5): 653~660
Plant Diversity and Resources　DOI: 10.7677/ynzwyj201414021

葎草雌雄植株开花物候和花器官对干旱的响应差异*

杨　帅[1], 王碧霞[1,2], 胥　晓[1,2**], 郇慧慧[1], 秦　芳[1], 陈梦华[1]
(1 西华师范大学生命科学学院, 四川 南充　637002; 2 西南野生动植物资源
保护教育部重点实验室, 四川 南充　637002)

摘要: 以葎草 (*Humulus scandens*) 为实验材料, 在控制土壤水分的条件下探究干旱对雌雄异株植物开花物候和花器官形态的影响, 结果表明: 干旱胁迫将导致葎草雌雄种群花期提前, 花期持续时间延长, 雌花将比雄花提早开放; 干旱胁迫下雄花的花序轴长、花序轴直径和花药粒径长均分别显著减小 24.81%, 29.07%和 5.14% (P<0.001, P=0.003, P=0.024), 花粉活力和花粉含量显著下降; 干旱胁迫导致雌花的花序轴长、柱头长度和花序的平均花数量显著增大 9.78%, 70.62%和 57.04% (P=0.039, P<0.001, P<0.001); 干旱胁迫下种子粒径长、种子粒径宽、种子单粒重和种子千粒重分别显著下降 12.12%、12.59%、43.43%和 15.38% (显著度水平均为 P<0.001); 干旱胁迫下雌雄植株的地上部分生物量均显著降低 (P=0.002, P=0.020), 且雌株的生殖投入在干旱胁迫下显著高于雄株 (P=0.049)。研究结果表明了葎草雌雄植株开花物候及花器官对干旱的响应明显不同。与雄株相比, 雌株在干旱胁迫下增加了生物量向生殖器官的分配, 从而最大程度地减轻胁迫对其繁殖能力的影响。

关键词: 干旱; 开花物候; 花形态; 雌雄差异
中图分类号: Q 945, Q 948　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 2095-0845(2014)05-653-08

Sex-specific Responses of Flowering Phenology and Floral Morphology of *Humulus scandens* to Drought

YANG Shuai[1], WANG Bi-Xia[1,2], XU Xiao[1,2**], HUAN Hui-Hui[1], QIN Fang[1], CHEN Meng-Hua[1]
(1 *College of Life Science*, *China West Normal University*, Nanchong 637009, China; 2 *Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation* (*China West Normal University*), *Ministry of Education*, Nanchong 637009, China)

Abstract: In this paper, sex-specific differences in flowering phenology and floral morphology of *Humulus scandens* were tested using a pot experiment under water-controlled condition. Obvious differences between the male and female individuals were observed in response to different water regime. Drought stress induced *H. scandens* population to flower earlier and last longer. Compared with males, flowers of female opened earlier. Moreover, inflorescence axis length, inflorescence axis diameter and anther length in drought-stressed males were significantly reduced 24.81%, 29.07%, and 5.14% (P<0.001, P=0.003, P=0.024), respectively. Concomitantly, pollen quantity and the pollen vitality were also decreased significantly. In contrast, the inflorescence axis length, style length and average number of flowers per inflorescence in drought-stressed females were increased 9.78%, 70.62%, and 57.04% (P=0.039, P<0.001, P<0.001), respectively. Furthermore, the seed length, and seed width, single-seed weight, and 1000-seed weight under drought stress were significantly reduced 12.12%, 12.59%, 43.43%, and 15.38%, respectively (P<0.001). On the other hand, compared with contrast, the aboveground biomass decreased significantly in both male and female *H. scandens* individuals under drought stress (P=0.002, P=0.020). However, the

* 基金项目: 四川省教育厅项目 (12ZB142)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: xuxiao_cwnu@163.com
收稿日期: 2014-02-16, 2014-06-19 接受发表
作者简介: 杨　帅 (1987-) 男, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态。E-mail: 14781701706@163.com

reproductive investment of females was significantly higher than males under drought stress ($P=0.049$). In a word, effects of drought stress on flowering phenology and floral organs are significantly different between two sexes. To alleviate the negative influences on reproductive ability caused by drought, females of *H. scandens* individuals may allocate more biomass to reproductive organs than males under drought stress.

Key words: Drought; Flowering phenology; Floral morphology; Sexual differences

近年来随着极端干旱气候事件的增加，亚热带干旱半干旱地区的年际降水格局发生了较大改变（Christensen 等, 2007）。这种变化对当地植物物候及生态系统产生的巨大影响将超过单一温度和二氧化碳或两者结合带来的影响（Weltzin 等, 2003），并严重影响物种的分布、植被的组成和结构（Peñuelas 等, 2004; Parmesan, 2006; Cleland 等, 2007）。已有的研究表明，干旱对开花物候和花器官发育均有显著影响，Jentsch 等（2009）模拟中世纪欧洲的极端干旱天气对 10 种草本和木本杜鹃花科植物的影响后发现，32 d 的严重干旱显著提前了所有物种的半花期 4 d，延长花期持续时间 4 d。Fernández 等（2010）也发现不同时期和不同程度的灌溉强度将会使枇杷（*Eriobotrya japonica*）开花和收获的季节提前。然而，也有研究表明小麦（*Triticum aestivum*）对不同水分胁迫响应不一，轻度水分胁迫下花期提前，而重度胁迫下花期推迟（Angus 和 Moncur, 1977）。此外，研究显示干旱显著抑制了植物繁殖器官的生长发育，如澳洲坚果（*Macadamia integrifolia*）在严重干旱下花器官发育不良，花序和柱头长度缩短，花粉萌发率低，花粉管生长速度慢，座果率低，同时幼果生长受抑制（刘建福等, 2004）。鹰嘴豆（*Cicer arietinum*）在极端干旱下花数量减少 66%，花夭折率增高 16.51%，导致种子产量下降 24%，同时花粉活力和萌发率分别下降 50%、89%（Fang 等, 2010）。Carroll 和 Pallardy（2001）研究了柳兰（*Epilobium angustifolium*）在花期干旱条件下花特征的表达，发现花大小和花蜜含量与水分胁迫呈显著负相关。然而，上述关于开花物候及花器官发育的研究多针对雌雄同株或雌雄同花的植物，而有关干旱对雌雄异株植物开花物候及花器官发育影响的研究还相对甚少。

在植物界 30 多万的被子植物中还存在 4%~10%的雌雄异株植物。作为陆地生态系统的重要组分，雌雄异株植物近几年开始引起人们的重视，并在抗逆性、繁殖分配、性比格局等方面取得了一些列的成果，如干旱处理下野牛草（*Buchloe dactyloides*）雄株较雌株具有更强的保水能力（李德颖, 1996）；铝胁迫下青杨（*Populus cathayana*）雄株较雌株抗逆性更强（李俊钰等, 2012）。Popp 和 Reinartz（1988）发现生长于开阔田间的多刺岑树（*Xanthoxylum americanum*）雄株较雌株将更多的资源分配到营养生长，而繁殖分配较少。干旱生境中梣叶槭（*Acer negundo*）性比显著偏向雄性，潮湿的河滨环境中显著偏雌性（Dawson 和 Ehleringer, 1993）。上述研究一致表明雌雄异株植物由于性别分株表达及不同的生殖成本在胁迫环境下将表现出不同的适应机制。因此，我们推测雌雄植株对胁迫环境的不同适应机制很有可能在二者的开花物候及花器官的发育方面体现出来。一旦该推测得到证实，则雌雄异株植物种群的性别将因雌雄植株间的繁育受限而发生变化，进而影响种群所在生态系统的格局和稳定。

葎草（*Humulus scandens* L.）又名拉拉秧、拉拉藤，属于桑科（Moraceae）葎草属（*Humulus*），是一种一年生或多年生雌雄异株的草质藤本，主要生长在荒山荒坡及沟边，路旁、宅旁、荒废区域，生长迅速、分布范围广，我国除新疆、青海外，南北各省区均有分布。鉴于该物种是常见的雌雄异株草本植物，生长迅速、分布范围广、生长周期短，非常适合作为研究干旱对雌雄异株植物开花物候及花器官影响的实验材料，故本研究以其作为实验材料。通过研究干旱胁迫下葎草雌雄植株花期及花器官形态变化特征，旨在解决以下科学问题：1）雌雄植株的花期物候和花形态对干旱胁迫是否具有不同的响应？2）哪种性别更能有效地避免干旱胁迫对繁育器官的负面影响？研究结果可能揭示干旱逆境下雌雄植株间的不同生殖响应策略，从而为进一步研究未来

干旱气候对雌雄异株植物种群繁衍能力的影响奠定理论基础。

1　材料和方法

1.1　材料和实验设计

供试葎草采自四川省南充市郊西华师范大学生命科学学院新校区，所在地区属亚热带湿润季风气候，年均温度 15.6～17.4 ℃，相对湿度 76%～86%，年均降雨量 980～1 150 mm，年日照时数 1 215～1 530 h。2013 年 6 月开始随机挖取株高 5～10 cm 的幼苗 120 株（幼苗性别难以区分，雌雄性别大致约为 1∶1）移栽于盛有匀质土壤（紫色土）、体积为 10 L 的塑料盆（规格 30 cm × 24 cm）中，土壤取自西华师范大学生命科学学院试验地，土壤田间持水量为 14.37%（环刀法），每盆取土 10 kg，缓苗一周。为了防止土壤水分的蒸发或渗漏，对照组（CK）和干旱组（D）盆内均套有塑料袋（土壤置于塑料袋内）。

实验采取性别（雌/雄）和干旱双因素随机设计。选取长势大致相同的幼苗 60 株分为 2 组，对照组（CK），干旱组（D），每组 30 株。为排除降雨影响，干旱处理组在生长室内进行，生长室四面由 PC（聚碳酸酯）材料构成，透光率达 90%，对照组于自然环境中。6 月 13 日开始进行胁迫处理，每日 18∶00 称重，并补充当天失去的水分，以保证土壤含水量控制在田间持水量的（30 ± 5）%，连续控水直至所有植株开花，期间对照组给予充足水量。

1.2　测定指标和方法

1.2.1　*花期物候*　胁迫处理后隔天观察，当胁迫组与对照组首花后改为每日观察，记录各个处理组雌雄株的开花时间。在葎草花期，对照组和处理组分别选择长势良好具有代表性的雌雄植株 5 株进行观测，选择每株主茎的不同离基部位，随机各选取 5 个花序进行标记，研究开花习性，观察花序始花期（25%花朵开放）、半花期（50%花朵开放）开花末期（75%花朵开放）并记录花期持续时间。

1.2.2　*雄花指标的测定*　采样于 2013 年 8 月 20 日上午 8∶00–9∶00 进行，用于指标测定的花序采于盛花期（50%以上小花盛开）离基不同的 3 个部位，其中待测定的雄花花药绿色发黄处于即将开裂的状态。干旱处理组与对照组各选取 5 株，每株选 5 个花序。利用游标卡尺与直尺进行花序轴长、轴茎、花药粒径等指标的测定，其中花药粒径测定部位取花药最大处相互垂直的 2 个方向。选取即将绽开小花 30 朵，加水 1 500 μL 于研钵中研碎，使花粉充分散出，制成花粉悬浮液，血球计数板计数测定花药花粉量，重复进行 3 次。同时取即将开裂的花药，将花药囊（5 个/花药）小心取出置于载玻片上，加一滴蒸馏水用镊子将花药囊夹碎使花粉充分散出，然后加 1～2 滴 0.5%TTC 溶液（准确称取 0.5 g 三苯基氯化四氮唑，溶于少量蒸馏水中并定容至 100 mL，调整溶液 pH 7 ± 0.5），盖上盖玻片。将制片于 35 ℃恒温箱中放置 15～20 min，然后置于低倍显微镜下观察。凡被染为红色的活力强，淡红的次之，无色者为没有活力的花粉或不育花粉。每株观察 2～3 个花药，每个花药制 1 个装片，每片取 5 个视野，统计 100 粒，重复 5 次，然后计算花粉的活力百分率。

1.2.3　*雌花指标的测定*　2013 年 8 月 24 日分别取各处理形态正常，盛花期花序（小花 50%以上开放），用游标卡尺、直尺和显微镜分别进行花序长度、花数/花序、柱头长度等指标的测定，每株统计 5 个花序，重复 5 次。同时取各处理盛花期花序，解剖镜下分出每一朵小花，并用称量纸包好，置于烘箱中 100 ℃ 1 h，60 ℃烘至恒重，测定单花生物量指标。

1.2.4　*种子形态指标及千粒重的测定*　实验结束后，收集各处理种子，利用游标卡尺进行种子粒径大小的测定，粒径测定部位取种子最大处相互垂直的 2 个方向。同时将各处理种子 1 200 粒置于烘箱中 100 ℃下 1 h，60 ℃烘至恒重，进行种子单粒重及千粒重指标的测定。

1.2.5　*生物量及分配的测定*　实验过程中取处理组及对照组雌雄植株各 5 株标记，将雌雄花序（70%开花）及时剪下并分别保存编号，记为生殖生物量。待不再产生新花序时收获植株地上部分，洗净后装袋，置于烘箱 100 ℃下 1 h，60 ℃烘至恒重。然后进行植株地上部分生物量及生殖分配指标（花生物量/地上总生物量）的测定。

1.3　数据处理与分析

采用 SPSS19.0 统计软件进行数据分析。平均值间的比较采用单因素方差分析（one-way ANOVA）；采用 Duncan 多重比较检验（Duncan's Multiple Range Test）；采用多因素方差分析性别与处理间的交互作用。显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$。

2　结果和分析

2.1　干旱胁迫对葎草花期的影响

从表 1 中可看出，干旱胁迫下雌株首花时间为 7 月 28 日，较对照组 8 月 8 日提前 11 d，雄株首花时间为 8 月 6 日，较对照组 8 月 9 日，提前 3 d。干旱胁迫组雌雄株首花时间相差 10 d，而对照组雌雄株基本一致。干旱显著提前葎草雌雄始花期（$P = 0.003$）、半花期（$P = 0.010$），延长花期持续时间并达到显著水平（$P = 0.002$）。与雌花相比，干旱胁迫显著延长了雄花的花期持续时间。此外，葎草雌雄始花期显著受到性别与干旱的交互影响（$P = 0.040$）。

表1　干旱对葎草开花及花期持续时间的影响

Table 1　Effects of drought stress on flowering and duration of *Humulus scandens*

组别 Group	性别 Sex	始花期 Onset-flower time	半花期 Mid-flower time	花期持续时间 Flowering duration	首花时间 First flowering time
CK	F	9.32±0.26b	19.40±0.14b	12.96±0.29ab	2013.08.08
	M	10.28±0.24a	20.76±0.07a	12.20±0.61b	2013.08.09
D	F	7.28±0.22c	17.92±0.33c	14.16±0.44a	2013.07.28
	M	9.32±0.24b	19.68±0.36b	14.28±0.40a	2013.08.06
P	F_s	0.003**	0.001***	0.590ns	—
	F_d	0.003**	0.010**	0.002**	—
	$F_s \times F_d$	0.040*	0.446ns	0.344ns	—

CK：对照 Control；D：干旱 Drought；F：雌株 Female；M：雄株 Male；F_s：性别 Sex effect；F_d：干旱胁迫处理 Drought stress effect；$F_s \times F_d$：性别与干旱交互作用 Sex and Drought interaction effect. 同列不同字母表示处理间差异显著。In each column, values followed by different letters indicates significant difference at 0.05 level. * ≤0.05；** ≤0.01；*** ≤0.001；ns：无明显差异 No significant. 下同，The same below

2.2　干旱胁迫对雄花形态及花粉育性的影响

由图1可见，葎草雄花的形态生长受到干旱胁迫的显著影响。与对照相比，干旱胁迫下葎草雄株花序长度、花序轴直径、花药粒径长和宽分别显著降低了24.81%，29.07%，5.14%和9.88%（显著性水平分别为$P<0.001$，$P=0.003$，$P=0.024$和$P=0.013$）。此外，花药质量和花粉育性受到干旱胁迫的显著影响。与对照相比，花药质量、花粉活力和花药花粉量均显著下降（其显著性水平分别为$P=0.013$，$P=0.007$和$P=0.003$）。

2.3　干旱胁迫对葎草雌花形态及种子的影响

由图2可看出，干旱胁迫显著影响了葎草雌花的形态生长。与对照相比，雌花的花序长度、柱头长度、花序平均花数量显著增多（显著性水平分别为$P=0.039$，$P<0.001$和$P<0.001$），而单花生物量却无显著变化。

由表2知，葎草种子的形态和质量受到干旱胁迫的显著影响。与对照相比，干旱胁迫下葎草的种子粒径长、种子粒径宽、种子单重和种子千粒重分别显著下降了12.19%、12.79%、43.04%和15.30%（显著性水平均为$P<0.001$）。

2.4　干旱胁迫对葎草地上生物量积累和分配的影响

由图3知，干旱胁迫显著地影响了葎草雌雄植株的地上生物量积累和分配。与对照相比，干旱胁迫显著地降低了雌雄植株的地上生物量（显著性水平分别为$P=0.002$，$P=0.020$）。尽管生殖生物量/地上生物量没有受到干旱胁迫的显著影响，但其均值都高于对照组，且雌株的生殖生物量/地上生物量在干旱胁迫下显著高于雄株（$P=0.049$）。

3　讨论

物候现象是植物对各种环境的综合反应指标，作为植物物候的一个方面，开花物候涉及始花期、开花高峰期和开花持续时间（Widén，1991）等，其中始花期在植物功能属性研究中很受重视，被某些学者视为植物逃避胁迫、避免干扰的核心属性（Weiher等，1999）。本研究发现，干旱胁迫下葎草雌雄始花期及半花期均显著提前（$P=0.003$，$P=0.010$），这与前人的一些研

表2　干旱胁迫下葎草种子的形态及质量

Table 2　Morphology and quality of *H. scandens* seed under drought stress

组别 Group	种子粒径长 Seed length/mm	种子粒径宽 Seed width/mm	种子单重 Single-seed weight/mg	种子千粒重 1000-seed weight/g
CK	3.20±0.04a	3.05±0.06a	9.99±0.29a	8.43±0.01a
D	2.81±0.03b	2.66±0.03b	5.69±0.12b	7.14±0.01b
P	<0.001***	<0.001***	<0.001***	<0.001***

同表1，as the same as the table 1

究结果相吻合（Jentsch 等，2009；Fernández 等，2010；牟成香等，2013）。葎草盛花期处于降雨集中的夏季，对水分依赖较强，因而对干旱胁迫表现敏感，其可能通过花期提前，更早进入有性生殖阶段的方式来减少结实前死亡的风险，适应不利的干旱胁迫。这一现象支持了 Kigel 等（2011）的研究结论。开花物候反映的是植物有性生殖（牟成香等，2013），而开花同步性更被认为是提高植物生殖成功的重要因素（Schemske，1977；Waser，1978；Thomson，1980）。植物有性生殖阶段如果花期不同步，则意味着生殖器官发育不同步，而生殖器官发育不同步最终将导致授粉受精质量下降（Herrero，2003；Hedhly 等，2008）。本研究中葎草雌雄花期不同步，可能一定程度上影响授粉受精质量，而干旱条件下雌雄花期持续时间的延长（$P = 0.002$），则在一定程度上缓解花期不同步的影响，从而最大程度上保证葎草种群的延续（Herrero 和 Johnson，1981）。

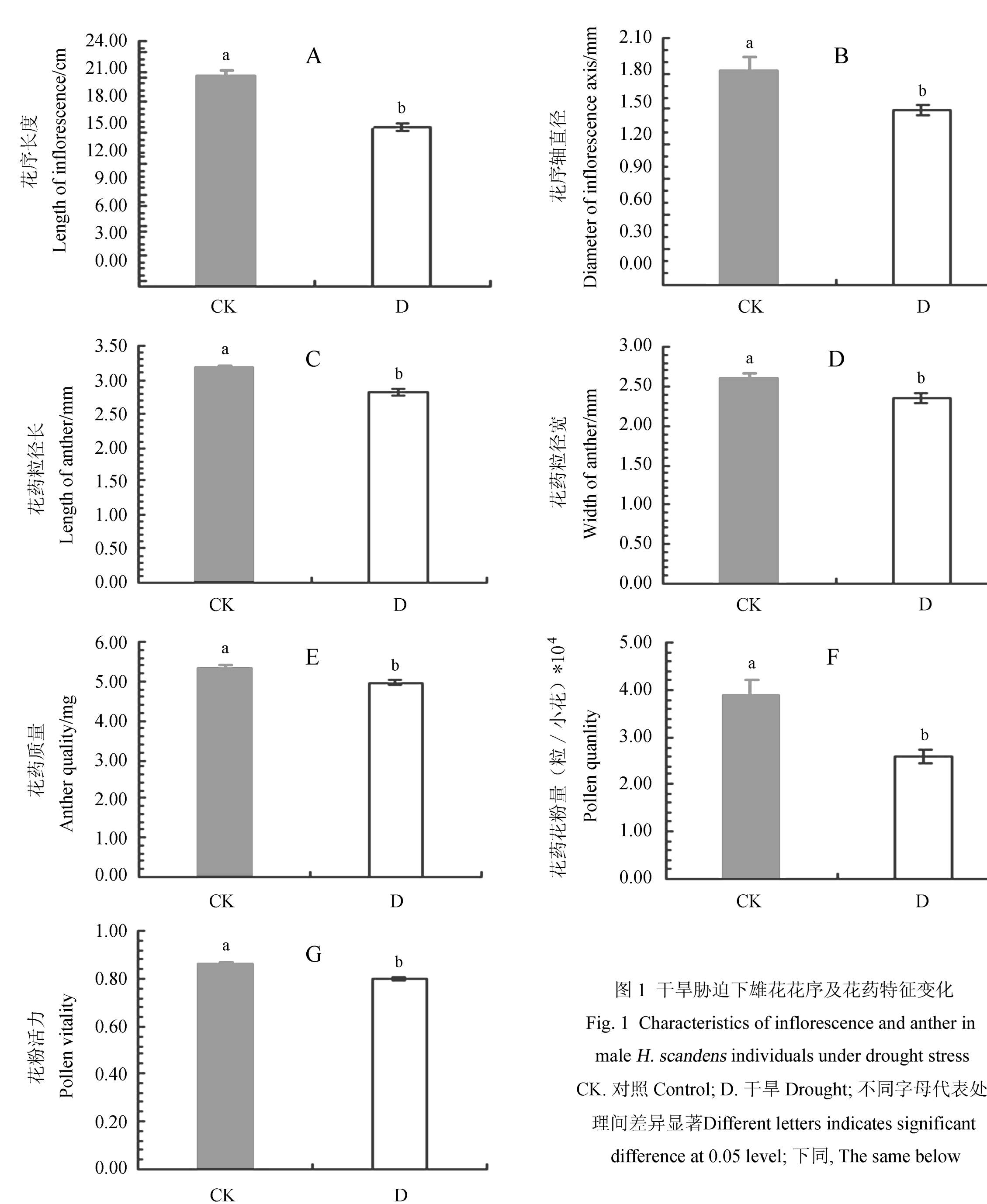


图 1　干旱胁迫下雄花花序及花药特征变化

Fig. 1　Characteristics of inflorescence and anther in male *H. scandens* individuals under drought stress

CK. 对照 Control; D. 干旱 Drought; 不同字母代表处理间差异显著Different letters indicates significant difference at 0.05 level; 下同, The same below

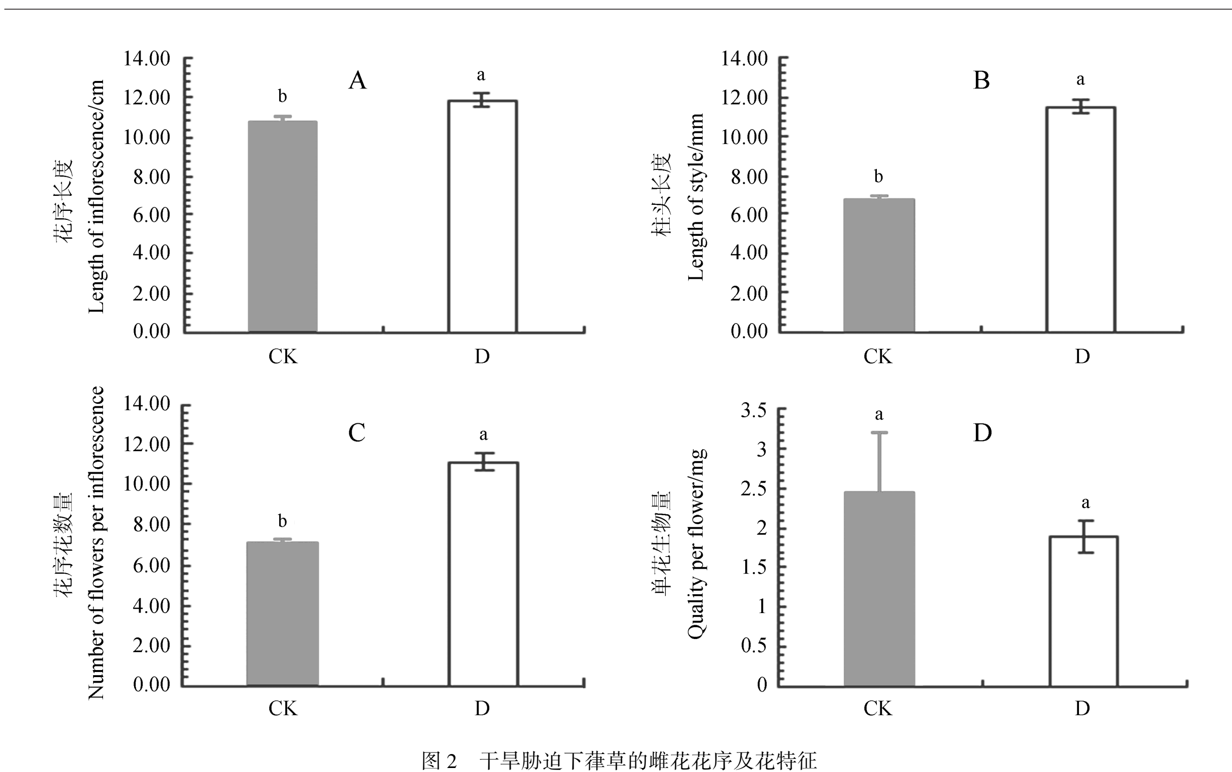


图2 干旱胁迫下葎草的雌花花序及花特征

Fig. 2 Characteristics of inflorescence and flower in female *H. scandens* individuals under drought stress

同图1，as the same as the fig. 1

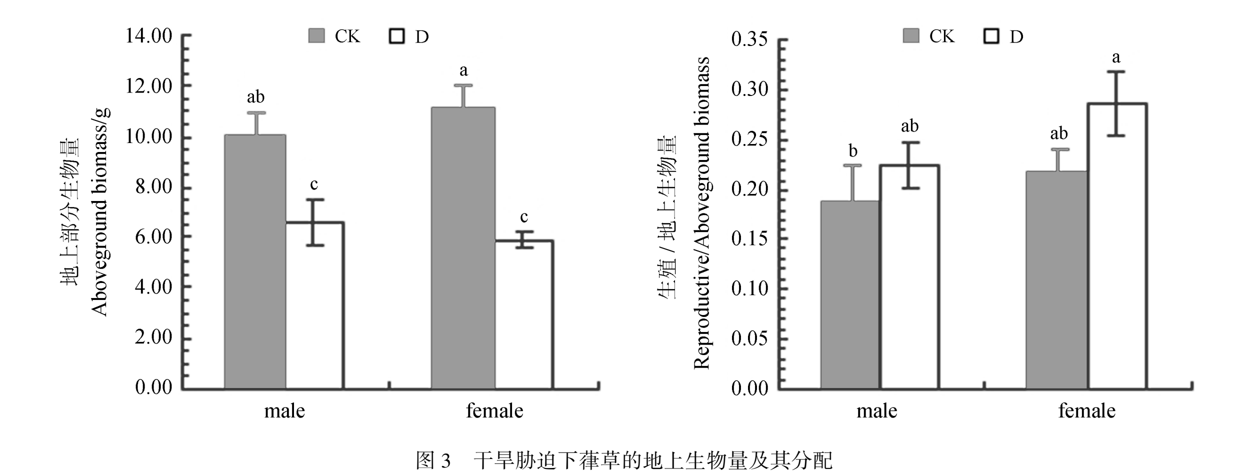


图3 干旱胁迫下葎草的地上生物量及其分配

Fig. 3 Aboveground biomass and biomass allocation of *H. scandens* under drought stress

同图1，as the same as the fig. 1

被子植物在胁迫环境中花粉生活力下降是常见的反应（Porch 和 Jahn，2001），本实验中干旱胁迫下葎草花粉活力、花粉含量显著下降，花粉育性受到严重影响，这与 Porch 和 Jahm（2001）的结论一致。葎草雄花在形态发育方面表现为花序长度、花序轴茎和花药粒径显著降低。这种干旱胁迫下雄花器官发育不良的现象可能造成有效花粉数目减少、授粉受精不良，最终导致座果率偏低。另一方面，本实验中观测到干旱胁迫促进雌株花器官的发育，雌花花序长度、花序平均花数量、柱头长度在干旱胁迫下显著增加。根据 Galen（1989，2000）的观点，传粉者通常偏爱大的花。因此，干旱胁迫下雌花花序的增大和花数量的增多提高了花的吸引力，从而有利于昆虫集中传粉。而雌花柱头的伸长则提高了花粉的附着机率，增加了受精的可能。这种雌花繁殖投入的

增加说明雌株在有限的资源条件下可能比雄株具有更灵活的资源配置方式。此外，有学者认为种子质量（大小）受资源条件的影响并在一定程度上反应母株的生活环境（Cavers 和 Steel，1984；Krannitz 等，1999；Wulff 等，1999），环境对种子具有一定的塑造作用（杜燕等，2014）。干旱下葎草雌雄植株提前开花，由于没有积累足够的能量和物质就进入了生殖阶段，势必会影响种子质量（Balasubramanian 等，2006；Tonsor 等，2008；邹长松和余迪求，2010），本实验中干旱胁迫下种子大小及质量显著下降的结果支持了上述结论。然而在一些植物中并没有类似现象，Prieto 等（2008）研究降雨和温度对地中海沿岸的灌木（*Globularia alypum*）的影响时发现，干旱胁迫推迟了该灌木的花期。这与 Gordon 等的研究结论相吻合（Gordon 等，1999；Ogaya 和 Peñuelas，2004）。此外，刘建福等（2004）观察不同土壤水分对澳洲坚果（*Macadamia integrifolia*）花期生长影响时发现，花器官在严重干旱条件下发育不良，植物的花序和柱头长度缩短。我们的研究与上述研究结果不一致的原因可能与物种对干旱胁迫的响应差异有关。雌雄异株植物由于性别的分株表达及具备不同生殖投入，在胁迫环境下可能具有独特的响应策略（尹春英和李春阳，2007）。此外，土壤水分胁迫影响到生物量在植物不同部位的分配（赵纪东等，2006；刘长利等，2006），植物在干旱条件下趋向于较小的地上部分生物量分配，而其对生殖部分分配的多少体现了植物在逆境中灵活的生存策略。本实验中干旱胁迫下尽管雌雄株的生物量均显著降低，而生殖部分与地上部分总生物量比例却并未出现显著变化。此外生殖部分与地上部分比例方面雌株显著高于雄株，这一方面符合雌株较雄株具有较高生殖成本的观点，另一方面说明了雌株在干旱逆境下具有灵活的生存策略——通过增加生殖投入来最大程度的保证其繁殖能力。

综述所述，干旱下葎草种群通过提前花期更早进入生殖阶段来降低结实前死亡的风险，雌株花序长度、花序花数量的增多及生殖投入的增加体现了雌株在干旱逆境下更加灵活的生存策略。这种灵活的响应策略有利于最大程度的保证葎草种群的延续，维持种群所在生态系统格局和稳定。

〔参　考　文　献〕

Angus JF, Moncur MW, 1977. Water stress and phenology in wheat ［J］. *Crop and Pasture Science*, **28** (2): 177—181

Balasubramanian S, Sureshkumar S, Lempe J *et al.*, 2006. Potent induction of *Arabidopsis thaliana* flowering by elevated growth temperature ［J］. *Plos Genetics*, **2**: 980—989

Christensen JH, Hewitson B, Busuioc A *et al.*, 2007. Regional climatic projections ［A］. In: Climate Change 2007: The physical science basis. *Contribution of working Group I to the Fourth Assessment Report to the Intergovernmental Panel on Climate Change* ［M］. Cambridge University Press, 847—940

Cleland EE, Chuine I, Menzel A *et al.*, 2007. Shifting plant phenology in response to global change ［J］. *Trends in Ecology & Evolution*, **22** (7): 357—365

Carroll AB, Pallardy SG, 2001. Drought stress, plant water status, and floral trait expression in fireweed, *Epilobium angustifolium* (Onagraceae) ［J］. *American Journal of Botany*, **88** (3): 438—446

Cavers PB, Steel MG, 1984. Patterns of change in seed in weight over time on individual plants ［J］. *The American Naturalist*, **124**: 324—335

Dawson TE, Ehleringer JR, 1993. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo* ［J］. *Ecology*, **74**: 798—815

Du Y (杜燕), He HJ (何华杰), Zhang ZF (张志峰) *et al.*, 2014. Correlation of seed mass with elevation ［J］. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), **36** (1): 109—115

Fang XW, Turner NC, Yan GJ, 2010. Flower numbers, pod production, pollen viability, and pistil function are reduced and flower and pod abortion increased in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought ［J］. *Journal of Experimental Botany*, **61** (2): 335—345

Fernández MD, Hueso JJ, Cuevas J, 2010. Water stress integral for successful modification of flowering dates in 'Algerie' loquat ［J］. *Irrigation Science*, **28**: 127—134

Galen C, 1989. Measuring pollinator-mediated selection on morphometric floral traits: bumblebees and the alpine sky pilot, *Polemonium viscosum* ［J］. *Evolution*, **43** (4): 882—890

Galen C, 2000. High and dry: drought stress, sex-allocation trade-offs, and selection on flower size in the alpine wildflower *Polemonium viscisum* (Polemoniaceae) ［J］. *The American Naturalist*, **156** (1): 71—83

Gordon C, Woodin SJ, Alexander IJ, 1999. Effects of increased temperature, drought and nitrogen supply on two upland perennials of contrasting functional type: *Calluna vulgaria* and *Pteridium aquilinum* ［J］. *New Phytologist*, **142** (2): 243—258

Hedhly A, Hormaza JI, Herrero M, 2008. Global warming and plant sexual reproduction ［J］. *Trends in Plant Science*, **14**: 30—36

Herrero MP, Johnson RR, 1981. Drought stress and its effects on maize reproductive systems [J]. *Crop Science*, **21** (1): 105—110

Herrero M, 2003. Male and female synchrony and the regulation of mating in flowering plants [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **358**: 1019—1024

Jentsch A, Kreyling J, Boettcher-treschkow J, 2009. Beyond gradual warming: extreme weather events alter flower phenology of European grassland and heath species [J]. *Global Change Biology*, **15** (4): 837—849

Kigel J, Konsens I, Rosen N *et al*., 2011. Relationships between flowering time and rainfall gradients across Mediterranean-desert transects [J]. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, **57**: 91—109

Krannitz PG, Aarssen LW, Dow JM, 1999. The effect of genetically based differences in seed size on seeding survival in *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) [J]. *American Journal of Botany*, **78**: 446—450

Li DY (李德颖), 1996. Different response to water deficit in male and female plants of *Buchloe dactyloides* [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), **23**: 62—66

Li JY (李俊钰), Xu X (胥晓), Yang P (杨鹏) *et al*., 2012. Effects of aluminum stress on ecophysiological characteristics of male and female *Populus cathayana* seedlings [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **23** (1): 45—50

Liu CL (刘长利), Wang QW (王全文), Cui JR (崔俊茹) *et al*., 2006. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and biomass allocation of *Glycyrrhiza uralensis* [J]. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), **26** (1): 142—145

Liu JF (刘建福), Chen LL (陈李林), Tang QL (汤青林), 2004. Effects of different soil moisture on the flower and growth of *Macadamia integrifolia* [J]. *Journal of Southwest Agricultural University* (Natural Science) (西南农业大学学报) (自然科学版), **26** (6): 735—739

Mou CX (牟成香), Sun G (孙庚), Luo P (罗鹏) *et al*., 2013. Flower phenology of alpine meadow under extreme drought [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **19** (2): 272—279

Ogaya R, Peñuelas J, 2004. Phenological patterns of *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* and *Arbutus unedo* growing under a field experimental drought [J]. *Ecoscience*, **11** (3): 263—270

Parmesan C, 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic*, **37**: 637—669

Peñuelas J, Filella I, Xiaoyang Z *et al*., 2004. Complex spatiotemporal phenological shifts as a response to rainfall changes [J]. *New Phytologist*, **161** (3): 837—846

Popp JW, Reinartz JA, 1988. Sexual dimorphism in biomass allocation and clonal growth of *Xanthoxylum americanum* [J]. *American Journal of Botany*, **75**: 1732—1741

Porch TG, Jahn M, 2001. Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat-sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris* [J]. *Plant, Cell & Environment*, **24** (7): 723—731

Prieto P, Peñuelas J, Ogaya R, 2008. Precipitation-dependent flowering of *Globularia alypum* and *Erica multiflora* in Mediterranean shrubland under experimental drought and warming, and its interannual variability [J]. *Annals of Botany*, **102** (2): 275—285

Schemske DW, 1977. Flowering phenology and seed set in *Claytonia virginica* (Portulaceae) [J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **104**: 254—263

Thomson JD, 1980. Skewed flowering distributions and pollinator attraction [J]. *Ecology*, **61**: 572—579

Tonsor SJ, Scott C, Boumaza I *et al*., 2008. Heat shock protein 101 effects in *Arabidopsis thaliana*: Genetic variation, fitness and pleiotropy incontrolled temperature conditions [J]. *Molecular Ecology*, **17**: 1614—1626

Waser NM, 1978. Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two Colorado wildflowers [J]. *Ecology*, **59**: 934—944

Weiher E, Werf A, Thompson K *et al*., 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology [J]. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 609—620

Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S *et al*., 2003. Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation [J]. *American Institute of Biological Sciences*, **53** (10): 941—952

Widén B, 1991. Environmental and genetic influences on phenology and plant size in a perennial herb, *Senecio integrifolius* [J]. *Canadian Journal of Botany*, **69**: 209—217

Wulff RD, Causin HF, Benitez O *et al*., 1999. Intraespecific variability and maternal effects in response to nutrient addition in *Chenopodium album* [J]. *Canadian Journal of Botany*, **77**: 1150—1158

Yin CY (尹春英), Li CY (李春阳), 2007. Status and prospects on differences about sex ratio of dioecious plants [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), **13** (3): 419—425

Zhao JD (赵纪东), Fu H (傅华), Wu CX (吴彩霞), 2006. Effects of water stress on biomass and osmosis-regulating substance accumulations in *Nitraria sphaerocarpa* seedlings [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **26** (9): 1788—1793

Zou CS (邹长松), Yu DQ (余迪求), 2010. Temperature stress on plant sexual reproduction [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **32** (6): 508—518